Über Stärkebildung in den Chlorophyllkörnern.

Von Phil. & Med. Dr. **Jos. Boehm,**

k. k. Professor an der Universität und an der Hochschule für Bodencultur in Wien.

Nachdem Pristley gefunden hatte, dass grüne Pflanzentheile gelegentlich Sauerstoff ausscheiden, und nachdem diese Entdeckung von Ingenhouss und Senebier dahin erweitert worden war, dass eine solche Gasausscheidung von grünen Pflanzentheilen eine Folge von Kohlensäurezersetzung sei und nur unter dem Einflusse des Lichtes erfolge, konnte die Bezugsquelle des Materiales, woraus grünbeblätterte Pflanzen die weitaus grösste Masse ihres Leibes aufbauen, eigentlich nicht mehr zweifelhaft sein; die ganze sogenannte Humustheorie wäre bei einiger Überlegung von vornherein nicht möglich gewesen.

Da zur Zeit der richtigen Erkenntniss der Function des Chlorophylls die ursprüngliche Quelle und der Zweck der Reservestoffe schon bekannt war, so wäre es, sollte man meinen, wohl sehr nahe gelegen gewesen, zu fragen und zu untersuchen, ob nicht solche Stoffe, wie sie in Markstrahlen, Knollen und Samen vorkommen, sich auch, wenigstens häufig, in chlorophyllhaltigen Zellen vorfinden. Eine solche Fragestellung wurde aber bis in die neuere Zeit gar nicht versucht; ja, als man gelegentlich von Untersuchungen über den morphologischen Bau der grünen Farbstoffkörper die zur Beantwortung der Vorfragen nöthigen Thatsachen bereits kennen gelernt hatte, verkannte man deren Zusammenhang mit der physiologischen Function des Chlorophylls. Dieser Zusammenhang wurde erst von Sachs begriffen.

Der erste, welcher über den anatomischen Bau des Chlorophylls eingehende Studien machte, war Mohl[1]. Es fiel diesem umsichtigen Forscher wohl auf, dass die Chlorophyllkörner stets

---

[1] Mohl, Untersuchungen über die anatomischen Verhältnisse des Chlorophylls. Diss. 1837. Vermischte Schriften, 1845, p. 352.

kleinere oder grössere Amylumkörner enthalten, die Beziehungen dieser körnigen Einschlüsse zu dem eigentlichen Blattgrün erkannte er jedoch nicht. „Fragt man", sagt er, „nach dem physiologischen Zweck, welchen die Natur durch diesen Absatz von Amylum in den Blättern erreicht, so möchte wohl darauf zu antworten sein, dass es eine Reservenahrung ist, dazu bestimmt. um bei den nur einmal blühenden Gewächsen zur Entwicklung der Frucht verwendet zu werden und um bei den ausdauernden, im Winter ihre Blätter verlierenden Gewächsen, im Herbste in den Stamm übergeführt und daselbst als Material niedergelegt zu werden, auf dessen Kosten sich im nächsten Frühjahre die Knospen entwickeln sollen. Bedenkt man, wie gross die Masse der Blätter eines Baumes ist, und wie zahlreich in ihnen die Chlorophyllkörner sind, so erhellt, dass die Menge von Amylum, welche in ihnen enthalten ist, sehr beträchtlich sein muss".

Wie weit man von der richtigen Auffassung des genetischen Zusammenhanges zwischen den Chlorophyllkörnern und der in ihnen eingeschlossenen Stärke entfernt war, zeigt wohl recht schlagend Mulder's positive Behauptung: dass sich der Hauptbestandtheil des Chlorophylls (Wachs) unter Einfluss des Lichtes aus Amylum bilde. Die Pflanzen, sagt Mulder, athmen nicht Sauerstoff aus, weil sie grün sind, sondern weil sie grün werden; es werde nämlich bei der Reduction der Stärke zu Wachs immer Oxygen frei [1].

Auf Grundlage neuerer Untersuchungen [2] mit besseren Instrumenten nahm Mohl später seine Ansicht, dass die kleinen Körnchen in manchen Chlorophyllkörnern Amylum seien, als irrig zurück. Es gebe zwei Gruppen von Chlorophyllkörnern: amylumhältige und amylumfreie. Aus dem Umstande, dass die sich entwickelnden Chlorophyllkörner bald Stärke führen, bald nicht, glaubt Mohl schliessen zu sollen, „dass das Amylum in keiner ursächlichen und nothwendigen Verbindung mit dem Chlorophyll stehe." [3]

---

[1] Mulder, Versuch einer allgemeinen physiologischen Chemie. Braunschweig 1844—1851, pag. 283, 289, 297.

[2] Mohl, über den Bau des Chlorophylls. Bot. Ztg. 1855, Nr. 6 u. 7.

[3] Mohl, Grundzüge der Anatomie und Physiologie der vegetabilischen Zelle, pag. 47.

In meinen Beiträgen[1] zur näheren Kenntniss des Chlorophylls war ich mittelst einer neuen Untersuchungsmethode: Einlegen der Objecte in Kalilauge, in die Lage gekommen, nachzuweisen, dass sich in allen Fällen, bei welchen Mohl in den Chlorophyllkörnern kein Amylum auffand, dasselbe in der Regel, wenn auch bisweilen nur in sehr geringer Menge, vorfinde; „das meiste Amylum ist aber immer in den die Gefässbündel begleitenden langgestreckten Zellen enthalten" (pag. 499). Es entging mir auch nicht, dass es Pflanzen gibt, „welche aber bei weitem nicht so häufig sind als Schleiden glaubt", in deren Chlorophyllkörnern sich kein Amylum auffinden lässt. Als Beispiele von Blättern, in deren Chlorophyllkörnern ich in keinem Stadium ihrer Entwicklung Amylum auffinden konnte, nannte ich: *Asphodelus, Allium*, Orchis. l. c. pag. 498, 499.

Was mir besonders auffiel und damals ganz räthselhaft erschien, war der Umstand, dass ich bei wiederholter Untersuchung in den Chlorophyllkörnern verschiedener Individuen derselben Pflanzenart bald mehr, bald weniger, ja bisweilen gar keine Stärke fand. „Obgleich nun zwischen diesen beiden Arten von Chlorophyllkörnern, den amylumhältigen und den amylumlosen, keine scharfe Grenze besteht, sondern selbe in ununterbrochener Reihenfolge ineinander übergehen, ja bei verschiedenen Individuen derselben Species nicht constant sind, sondern von unbekannten, vielleicht zufälligen äusserlichen Verhältnissen, in denen sie sich befinden, abhängen, so glaube ich dennoch, dass auch in dieser Beziehung ein ganz bestimmtes Gesetz bestehe, indem es für die Ökonomie der Pflanze unmöglich gleichgiltig sein kann, ob sie diesen oder jenen Stoff bildet, ein so grosses Quantum von Amylum besitzt oder dessen ermangelt". „Da nun die angegebenen Verhältnisse trotz ihrer Wandelbarkeit im Allgemeinen doch so constant sind, so ist es gewiss nicht unwichtig, jene Pflanzen kennen zu lernen, bei welchen sich diese oder jene Formen vorzüglich finden; vielleicht lassen sich auch dann die dazwischen laufenden Ausnahmsfälle in den verschiedenen Beziehungen auf ihre physiologischen Grundursachen zurückführen. Meine Untersuchungen in dieser Beziehung

[1] Böhm, Sitzungsb. d. kais. Akad. d. W. in Wien. Bd. 22, S. 479.

sind schon ziemlich umfassend, und ich werde sie noch weiter ausdehnen, überzeugt, dass sich aus dem Resultate derselben manche interessante Schlussfolgerung wird ziehen lassen". l. c. pag. 500.

Der richtige Sachverhalt wurde zuerst, wie schon erwähnt, von Sachs erkannt und experimentell bewiesen. Der genannte Forscher sagt in seiner Experimental-Physiologie der Pflanzen pag. 321 mit Recht: „Ich glaube der Erste zu sein, der den wahren Sachverhalt erkannte und die Stärkebildung im Chlorophyll als eine Function des letzteren, welche von der Beleuchtung abhängt, nachwies. Pflanzen, welche ihren Vorrath von Stärke oder stärkebildenden Stoffen durch Wachsthum im Finstern vollkommen erschöpft haben, sind im Stande, in ihrem Chlorophyll neue Stärke zu erzeugen, wenn ihre Chlorophyllkörner am Lichte ergrünt sind und wenn sie hinreichend lange von hinreichend intensivem Lichte (bei genügender Temperatur) getroffen werden. Meine Untersuchungen führten (1864) zu dem ferneren Resultate, dass zunächst, wie schon Gris zum Theile gefunden hatte, die im Chlorophyll am Lichte vorhandene Stärke aus jenem binnen kurzer Zeit (2—3 Tagen bei hoher Sommertemperatur) verschwindet, aufgelöst und fortgeführt wird, wenn die grünen Blätter dem Lichte entzogen werden; wichtiger aber war das Ergebniss, dass dieselben Chlorophyllkörner, welche ihre Stärke im Finstern verloren haben, im Stande sind, binnen einigen Tagen unter dem Einflusse des Lichtes nochmals Stärkekörner in sich zu erzeugen, vorausgesetzt, dass das Chlorophyll unmittelbar nach dem Verschwinden seiner Stärke wieder ans Licht gebracht wird, da es bei zu lange andauernder Finsterniss eine tiefgreifende Zerstörung erfährt."

Nachdem Sachs seine zu einer ungünstigen Jahreszeit (November 1862) angestellten Versuche mit *Begonia* über das Verschwinden und die Wiederbildung von Stärke in den Chlorophyllkörnern durch zeitweise Verdunklung und darauf folgende intensive Beleuchtung beschrieben hat, sagt derselbe l. c. p. 325: „Einen viel günstigeren Verlauf nahmen die Versuche im Sommer 1864, wo die hohe Temperatur und das intensivere Licht die Zerstörung und dann die Neubildung der Stärke sehr beschleunigen. Nach fünftägigem Verweilen im Finstern (vom 21. bis 26. Juni)

war bei allen drei Arten die Stärke der Chlorophyllkörner vollkommen verschwunden, bei *Nicotiana* und *Tropaeolum* war die grüne Substanz selbst schon der Form nach alterirt, feinkörnig, nicht mehr scharf begrenzt; die von *Geranium* hatte dagegen auch jetzt noch ihre Form bewahrt. Die nach fünftägiger Beleuchtung abgeschnittenen Blätter hatten abermals in allen Chlorophyllkörnern Amylumeinschlüsse gebildet. Die Chlorophyllkörner selbst waren, entsprechend dem Volumen ihrer Einschlüsse, gewachsen und hatten ihr normales Aussehen bei *Nicotiana* und *Tropaeolum* wieder angenommen, sie waren dichtgedrängt und polygonal gedrückt".

Seit diesen für die Physiologie der Pflanzenernährung so wichtig gewordenen Versuchen galt es als ein von Niemand, am allerwenigsten aber von mir angezweifeltes Axiom, dass die Stärke, welche in den Chlorophyllkörnern gefunden wird, auch dort entstanden sei.

In meiner Abhandlung über die Stärkebildung in den Keimblättern der Kresse, des Rettigs und des Leins habe ich wohl den Nachweis geliefert, dass in den Chlorophyllkörnern der genannten, im Dunkeln oder in kohlensäurefreier Luft im vollen Tageslichte gezogenen Pflanzen auch aus dem in den Cotylen vorhandenen Öle Stärke gebildet wird [1]. Dieser Nachweis konnte aber die Folgerung, welche Sachs aus seinen Versuchen ziehen musste, nicht wesentlich alteriren. Die Bedingungen, unter welchen in den Chlorophyllkörnern der genannten Keimpflanzen Stärke auftritt, sind ganz andere als die waren, welche Sachs bei seinen Versuchen herstellte. Ich operirte mit jungen Pflanzen, deren Cotylen noch reichlich Öl enthielten, während Sachs seine Keimpflanzen (*Cucurbita, Helianthus, Zea, Phaseolus vulgaris*) vor dem eigentlichen Versuche bis zur Aufzehrung aller Reservenahrung im Dunkeln hielt. War es daher zweifellos, dass die Stärke, welche bei dem nachherigen Ergrünen der Pflanzen in vollem Tageslichte gefunden wurde, als unmittelbares Assimilationsproduct der Kohlensäure entstand, so lag auch nicht der mindeste Grund vor, es zu be-

---

[1] Böhm, Sitzungsberichte der kais. Akad. der Wissensch. in Wien. Bd. 69, 1874.

zweifeln, dass die Stärke, welche in den Chlorophyllkörnern von Pflanzen erscheint, deren Blätter im Dunkeln zuerst entstärkt und dann wieder gehörig beleuchtet wurden, als autochthone Stärke anzusehen sei.

In Anbetracht der massenhaften Aufspeicherung von Kohlenstoff bei gewissen Pflanzen in relativ kurzer Zeit und aus anderweitigen Erscheinungen zog Kraus den Schluss, dass die Überführung der Kohlensäure in Stärke bei günstiger Beleuchtung innerhalb eines sehr kurzen Zeitraumes stattfinde (bei einer insolirten Spirogyra in gewöhnlichem Wasser während fünf Minuten)[1]. Die Wichtigkeit, welche diese von dem genannten Forscher und von Famintzin angeregte Frage für den ganzen vegetabilischen Ernährungsprocess zweifellos hat, veranlasste mich zu einer Reihe von Versuchen, welche ich in Folgendem beschreiben will.

Die wichtigste Vorbedingung, um zu einem allseitig befriedigenden und jeden Zweifel ausschliessenden Resultate zu gelangen, schien mir in der glücklichen Wahl des Versuchsobjectes gelegen zu sein. Es kann hierzu nur eine Pflanze verwendet werden, deren erstes sichtliches Assimilationsproduct Stärke ist; die Blätter müssen entweder in Folge der Cultur von vornherein stärkefrei, aber assimilationsfähig sein oder sich leicht und in kurzer Zeit ohne nachweisbare Veränderung des grünen Farbstoffes, entstärken lassen. Allen diesen Anforderungen genügen nach meinen Erfahrungen am besten Keimpflanzen von *Phaseolus multiflorus* (Feuerbohne, Schminkbohne). Angesichts der mir vorgelegten Frage schien es mir, um mich vor einem Trugschlusse zu schützen, vor allem unerlässlich, mich über den Stärkegehalt der Blätter der genannten Pflanze in allen Entwicklungsstadien und unter verschiedenen Culturbedingungen genau zu unterrichten. Nach der allgemein geltenden Ansicht über den Ursprung der Stärke in den Chlorophyllkörnern sollten die Mesophyllzellen der Primordialblätter von im Dunkel oder im Halb-

[1] Kraus, einige Beobachtungen über den Einfluss des Lichtes und der Wärme auf die Stärkeerzeugung im Chlorophyll. Pringsheim Jahrb. 7, Bd., pag. 511.

dunkel[1] gezogenen Keimpflanzen der Feuerbohne stärkefrei sein. Es ist dies jedoch nicht der Fall. Die Rippen ganz junger derartiger Blätter werden, nach geeigneter Vorbehandlung, mit Jod schwarz, das dazwischen liegende Gewebe aber mehr weniger intensiv violett gefärbt. Querschnitte durch solche Blätter zeigen, dass die Zellen in den 2—3 unteren Schichten des Mesophylls ganz mit Stärke erfüllt sind, während deren Inhalt im Palissadengewebe theilweise stärkefrei ist, theilweise aber in verschiedenem Grade sich violett färbt. Durch eingehende Versuche glaube ich mich überzeugt zu haben, dass die variable Stärkemenge in dem Palissadengewebe durch die Individualität der Keimpflanzen bedingt ist[2]. — Mit der Entwicklung der Blätter vermindert sich deren Stärkegehalt. Zuerst verschwindet dieselbe aus den Palissaden- und nach und nach auch aus den unterseitigen Mesophyllzellen. Die gestreckten Zellen zu beiden Seiten der Rippen werden aber oft noch ganz schwarz, nachdem das erste *Internodium* sein Längenwachsthum bereits vollendet hat. Wenn der Blattstiel jedoch ausgewachsen ist, so ist die ganze Lamina, welche noch längere Zeit fortfährt, sich zu verbreiten, mit Ausnahme der Spaltöffnungszellen stärkefrei. Auch bei jungen, erst gegen 1 Ctm. breiten Primordialblättern der im vollen Tageslichte gezogenen Keimpflanzen findet sich viel Stärke nur in den unteren Mesophyllzellen; sobald sich aber die Blattflächen etwas weiter entwickelt haben, sind auch die Palissadenzellen ganz mit Stärke erfüllt. Die Quelle dieses relativen Stärkeüberschusses (im Vergleiche mit den im Dunkel oder im Halbdunkel gezogenen Pflanzen) kann aber eine doppelte sein. Es ist die Stärke nämlich entweder aus dem Stengel, resp. den Cotyledonen, eingewandert oder sie ist erst aus frisch assimilirter Kohlensäure entstanden.

Nach der bisherigen Auffassung über die Genesis der Stärke in den Chlorophyllkörnern wäre die Annahme einer Einwanderung

[1] Unter Halbdunkel verstehe ich jene Lichtstärke, bei welcher Pflanzen wohl ergrünen, Zerlegung von Kohlensäure aber nicht stattfindet.

[2] Keimpflanzen der Feuerbohne, welche in kalkfreier Flüssigkeit unter Glasglocken über Kalilauge gezogen wurden, erreichen kaum eine Länge von 10 Ctm.; es verschrumpfen dann die Stengel unterhalb der Primordialblätter, welche in der Regel stärkefrei sind. Vide Boehm, über den vegetabilischen Nährwerth der Kalksalze. Sitzb. d. kais. Akad. d. Wissensch. in Wien. 71. Bd., 1875.

ausgeschlossen. Gegen eine solche Einwanderung scheint auch die Thatsache zu sprechen, dass zwischen dem Stärkegehalte in den Primordialblättern der im Dunkel und Halbdunkel gezogenen Pflanzen kein nachweisbarer Unterschied besteht. Würde das Licht einen Einfluss nehmen auf den Transport der Stärke, so müsste sich hierbei, wie man wohl glauben sollte, auch bereits jene Intensität desselben geltend machen, welche die Chlorophyllbildung bewirkt. Endgiltig entschieden kann die Frage jedoch nur durch directe Versuche werden, bei welchen die Möglichkeit einer Assimilation der Kohlensäure bei intensiver Beleuchtung ausgeschlossen ist. Die Pflanzen müssen zu diesem Zwecke in einer kohlensäurefreien Nährstofflösung (welche, mit Ausnahme von Chlorcalcium, nur irgend ein Kalksalz zu enthalten braucht) unter Glasglocken über Kalilauge gezogen werden.

Zahlreiche Versuche, welche theilweise zur Lösung anderer, weiter unten zu besprechenden Fragen gemacht wurden, haben mich überzeugt, dass in dem Stärkegehalte der Primordialblätter von Pflanzen, welche im vollen Tageslichte in freier Luft und unter Glasglocken über Kalilauge gezogen wurden, in einem bestimmten Entwicklungsstadium[1] kein Unterschied stattfindet. Auch bei den in kohlensäurefreier Luft gezogenen Pflanzen sind alle Zellen des Mesophylls mit Stärke überfüllt.

Diese Thatsache scheint mir in hohem Grade beachtenswerth. Es zwingt uns dieselbe nicht nur, die bisherige Ansicht über die Genesis des Amylums noch weiter als dies in Folge anderer bereits erwähnter Erscheinungen nothwendig war, einzuschränken, sondern wir lernen daraus eine uns bisher völlig unbekannte Art der Lichtwirkung im Haushalte der Pflanzen kennen.

Bei den eben beschriebenen Versuchen wurden die Blätter der Versuchspflanzen vom ersten Beginne ihrer Entwicklung an nie stärkefrei. Zur Beantwortung der weiteren Frage, ob unter

---

[1] Dass bei längerer Dauer der Cultur in kohlensäurefreier Luft die Stärke aus allen Theilen der Keimpflanzen endlich verschwindet, versteht sich wohl von selbst; sie wird theilweise als Baustoff von Zellwänden und theilweise zum Unterhalt der Respiration verbraucht.

dem Einflusse intensiven Lichtes Amylum auch in stärkefreie Chlorophyllkörner einwandert, wurden gegen 12 Tage alte, unter Glasglocken über Kalilauge in vollem Tageslichte gezogene Keimpflanzen, nachdem die zweiten Internodien einige Centimeter lang geworden und die Cotylen schon meist stark eingeschrumpft waren, während beiläufig 40 Stunden entstärkt und dann von Früh bis Abend in kohlensäurefreier Luft wieder dem vollen Tageslichte exponirt. Auch bei diesen Versuchen färbten sich die Primordialblätter der dann mit Alkohol, Kalilauge, Essigsäure und Jod behandelten Pflanzen stets mehr oder weniger intensiv violett oder fast schwarz. Nicht selten wurden die Blätter von Pflanzen schön violett, deren Stengel nur in dem sogenannten Stärkeringe Amylum enthielten.

Bei den ersten derartigen Versuchen kam ich zu keinem entsprechenden Resultate. Ich glaubte, um sicher zu sein, dass die Stärke ja gewiss Zeit gefunden habe, um aus dem Stengel in die Blätter zu wandern, mindestens drei bis vier Tage zuwarten zu müssen; bis dahin aber war, selbst wenn die zweiten Internodien gleich nach ihrer Anlage abgeschnitten wurden, die vorhandene Stärke in der Regel consumirt. Da jedoch weitere Versuche lehrten, dass eine blos 8—9 stündige Beleuchtung vollständig ausreicht, um den Transport der Stärke aus dem Stengel in die Chlorophyllkörner der Blätter zu bewerkstelligen, so lag es offenbar nahe, zu untersuchen, innerhalb welcher kürzesten Frist unter Herstellung der günstigsten Bedingungen, das ist bei Einwirkung von directem Sonnenlichte, die ersten Spuren aus dem Stengel in die Chlorophyllkörner der Blätter eingewanderter Stärke nachgewiesen werden können.

Zu den Versuchen, welche ich, von dieser Frage geleitet, im verflossenen Sommer machte, dienten mir Keimpflanzen der Feuerbohne, die theils unter Glasglocken über Kalilauge, theils aber im Freien (mit oder ohne die zweiten Internodien) gezogen wurden. Nachdem die 12 bis 15 Tage alten Pflanzen während zwei Tagen im Dunkeln entstärkt worden waren, wurde von jedem der numerirten Blätter fast die ganze eine Längshälfte (ohne Mittelrippe) abgeschnitten und als Probe (zur Untersuchung über die bereits erfolgte Entstärkung) in Weingeist gelegt. Unter jede, mit Wasser abgesperrte Glocke kamen nebst einem Gefässe

mit Kalilauge drei bis sechs Pflanzen. Die Apparate wurden dann in einem Blechkasten unter ein sechs Fuss hohes, aus undurchsichtigem Segeltuche gebildetes Zelt, welches auf einem sonnigen Platze aufgestellt war, übertragen. Das Zelt war so gebaut, dass dessen Hälften momentan nach zwei entgegengesetzten Seiten auseinander gelegt werden konnten. Nach bestimmten Intervallen wurde je eine Glocke abgehoben und es wurden die Pflanzen, um sie schnell zu tödten, vorerst in grossen Schalen unter Weingeist getaucht und erst dann behufs der Entfärbung[1] in Alkohol enthaltende Röhren gebracht. Die erste derartige Versuchsreihe in directem Sonnenlichte wurde mit fünf Apparaten gemacht; die Insolation dauerte fünf Stunden (von 11 bis 4 Uhr). Stündlich wurden die Pflanzen von je einer Glocke in Alkohol gelegt. Bei der Untersuchung zeigte sich zu meiner nicht geringen Überraschung, dass die Primordialblätter der blos während einer Stunde insolirten Pflanzen ganz mit Stärke erfüllt waren. Die Proben waren in allen Fällen (mit Ausnahme der Spaltöffnungszellen) stärkefrei.

Weitere, in ganz ähnlicher Weise angestellte Versuchsreihen mit kürzerer Insolationszeit führten zu dem unerwarteten Resultate, dass, falls die Stengel noch stärkereich sind, schon eine nur 15, ja bisweilen selbst nur 10 Minuten andauernde Insolation hinreicht, um den Transport von nachweisbaren Stärkemengen in die Blätter zu veranlassen.

Eine genaue Bestimmung der Schnelligkeit der Stärkewanderung aus dem Stengel in die Blätter wäre gewiss nach vielen Seiten hin von grosser Wichtigkeit, ist aber der vielen Factoren wegen, die dabei in Betracht kommen und sich theilweise der Controle entziehen, sehr schwierig. Voran steht hierbei die individuelle Eigenart der Versuchspflanzen. Oft färbten sich bei gleich behandelten Pflanzen die Primordialblätter, deren Stengel anscheinend gleich viel Stärke enthielten, mit Jod in sehr

[1] Bei grossen und zahlreichen Versuchsreihen, wie sie zur Beantwortung der vorliegenden Fragen nothwendig wurden, war es nicht unwichtig, die Entfärbung der grünen Organe in Alkohol möglichst rasch zu bewerkstelligen. Es geschieht dies in grossen, nur zur Hälfte mit Alkohol gefüllten Röhren in directem Sonnenlichte in sehr kurzer Zeit.

verschiedenem Grade, ja nicht selten wurde bei derselben Pflanze das eine Blatt schön violett, während das andere farblos blieb. Ein weiterer Umstand, wodurch die Schwierigkeit, über die Schnelligkeit der Stärkewanderung ins Klare zu kommen, bedeutend gesteigert wird, liegt nebst Anderem in der Abhängigkeit dieser an sich schon mühevollen Versuche von der Witterung. Alle Vorbereitungen sind zwecklos, wenn sich zur Zeit der Exposition der Himmel umwölkt.

Da Pflanzen, welche man in kohlensäurefreier Luft gezogen hat, wegen der alsbaldigen Consumtion der vorhandenen Stärke nur innerhalb eines kurzen Zeitraumes zu den in Rede stehenden Versuchen über Stärkewanderung aus dem Stengel in die Blätter verwendet werden können, so operirte ich später mit Topfpflanzen, welche frei in vollem Tageslichte in humusreicher Gartenerde oder in Sand cultivirt wurden. Bei diesen Pflanzen erhält sich, besonders wenn die zweiten Internodien gleich bei deren Anlage entfernt wurden, das erste Stengelglied stärkereich. Da wegen der geringen Umständlichkeit solcher Culturen eine grosse Zahl von Pflanzen vorräthig gehalten werden kann, so ist man, wenn während längerer Zeit täglich mehrere Töpfe ins Dunkel gebracht werden, von der Witterung natürlich weniger abhängig, indem es ja nicht viel verschlägt, wenn Pflanzen mit bereits entstärkten Blättern keine Verwendung finden können.

Solche im Freien gezogene Pflanzen scheinen sich aber zu Versuchen über Stärkewanderung weniger gut zu eignen als jene, die unter Glasglocken über Kalilauge gezogen wurden. Während nämlich die entstärkten Blätter dieser Pflanzen, wie schon erwähnt, oft bereits nach einer 10 bis 15 Minuten dauernden Insolation stellenweise deutlich violett gefärbt wurden, war ein Gleiches bei den entstärkten Blättern der im Freien gezogenen Pflanzen erst dann der Fall, wenn sie, natürlich unter Glasglocken über Kalilauge, mindestens 15 bis 30 Minuten dem directen Sonnenlichte ausgesetzt waren. Vielleicht war diese Differenz eine zufällige, vielleicht war aber auch der Umstand von Einfluss, dass bei den in kohlensäurefreier Luft gezogenen Pflanzen die Bewegung der Stärke continuirlich nach aufwärts gerichtet ist; es wäre nicht unmöglich, dass die Verzögerung des Eintreffens der Stärke in die Blätter bei den im Freien gezogenen Pflanzen

durch die Schwierigkeit der nothwendig gewordenen Umkehr der Stärke-Strombahn bedingt sei. Bei Pflanzen, welche im Halbdunkel gezogen wurden, ist zur Zeit, als die Blätter bereits amylumfrei geworden sind, auch im Stengel in der Regel nicht mehr viel Stärke vorhanden. Es verschwindet ferner die Stärke nicht aus allen Blättern derselben Cultur zu gleicher Zeit. Lässt man aber die Pflanzen vor dem Versuche so alt werden, bis man sicher ist, dass sich selbst in den Rippen keines einzigen Blattes mehr Stärke findet, so ist letztere auch im Stengel in der Regel nur mehr in geringer Menge vorhanden. Gleichwohl kann man sich auch bei Versuchen mit solchen Pflanzen leicht überzeugen, dass bei hinreichend intensiver Beleuchtung die Stärke aus dem Stamme in die Blätter wandert (im Sonnenlichte während 15 bis 20 Minuten).

Widerspricht schon die Thatsache, dass eine Überführung von Stärke aus dem Stamme in die Chlorophyllkörner möglich ist, ganz und gar unserer Vorstellung über die Stärkewanderung, so wird diese Erscheinung noch besonders auffallend durch den Umstand, dass dieselbe bedingt ist durch Einwirkung von Licht und zwar durch Licht von solcher Intensität, welches grüne Pflanzen auch zur Assimilation der Kohlensäure befähiget, und dass der besprochene Transport bei günstigen Bedingungen in so überraschend kurzer Zeit bewerkstelliget wird.

Die Wege der Stärkewanderung aus dem Stengel durch die Stiele in die Blätter sind die gestreckten Parenchymzellen der Gefässbündel, von denen aus sich die Stärke in das Mesophyll verbreitet. Ich besitze eine Reihe von in dieser Richtung sehr instructiven Blättern, bei denen die aus den Stielen durch die Rippen in das Blattparenchym sich ergiessende Stärke den Eindruck eines Stromes macht, welcher sich in mehrere Arme theilt, deren Inhalt in der Ebene versiegt. Die von den grösseren Nerven entfernteren Gewebepartien sind noch ganz stärkefrei.

Ich bin von der mir ursprünglich gestellten Frage über die kürzeste Zeitdauer autochthoner Stärkebildung, im Verlaufe der zur Beantwortung der Vorfragen nothwendig gewordenen Untersuchungen weit abgeführt worden; es haben sich letztere, wie es bei derartigen Fragen so häufig geschieht, sowohl bezüglich ihres

Inhaltes als Umfanges in den Vordergrund gestellt. Durch das dabei gewonnene, an sich schon gewiss nicht unwichtige Resultat kommen wir aber erst in die Lage, uns bei der Beantwortung der ersten Frage vor arger Täuschung zu bewahren.

Ehe ich zur Beschreibung der directen Versuche, welche über die unmittelbare Stärkebildung in den Chlorophyllkörnern aus Kohlensäure von mir gemacht wurden, übergehe, ist es, in Anbetracht des oben Gesagten über Stärkewanderung, zur Beurtheilung des Werthes der dabei gewonnenen Resultate nothwendig, uns über die Natur und Eigenschaften der von mir verwendeten Versuchsobjecte etwas eingehender zu unterrichten. Nachdem wir wissen, dass die Stärke, welche in amylumfreien Chlorophyllkörnern intensiv beleuchteter Pflanzen auftritt, durchaus kein directes Assimilationsproduct der Kohlensäure sein muss, so ist es klar, dass zu experimentellen Studien über autochthone Stärkebildung nur Objecte verwendet werden können, die in allen ihren Zellen nicht blos frei von Stärke, sondern auch frei von solchen Verbindungen sind, welche erfahrungsgemäss in der lebenden Pflanze in Stärke verwandelt werden können, oder wir müssen uns durch Parallelversuche die Überzeugung verschaffen, dass die allenfalls gefundene Stärke nicht das Umwandlungsproduct irgend eines schon vor dem Versuche vorhanden gewesenen organischen Stoffes sei. Keimpflanzen von Schminkbohnen, welche schöngrüne und ganz gesund aussehende Blätter besitzen und mit Ausnahme der Spaltöffnungszellen und der beiden Blattkissen stärkefrei sind, erhält man, wenn man dieselben bei einer Temperatur von circa 20° C. während beiläufig drei Wochen im Halbdunkel cultivirt und nach Entfernung des Stengels von der Basis des zweiten Internodiums an, noch drei bis vier Tage in schwachem diffusen Tageslichte stehen lässt. Die zur Zeit der Entfernung des oberen Stengeltheiles im ersten Internodium vielleicht noch vorhandene Stärke wird bei der Respiration und der Entwicklung von Sprossen aus den Achseln der Primordialblätter verbraucht. Bei längerem Verweilen im Halbdunkel beginnen die Blätter meist von der Spitze an zu welken, bei den verschiedenen Individuen derselben Cultur jedoch durchaus nicht gleichzeitig.

Bringt man Pflanzen mit eben erschlaffenden Blättern in Verhältnisse, welche der Kohlensäurezersetzung günstig sind, so bildet sich in ihnen entweder gar keine Stärke oder doch nur in der Nähe der grösseren Rippen. Aber auch Blätter von Pflanzen derselben Cultur, welche noch ganz turgid sind, zeigen bisweilen eine ähnliche partielle Inpotenz der Stärkebildung. Es ergibt sich hieraus, dass stärkefreie, im Halbdunkel gezogene Pflanzen ein nicht sehr geeignetes Object zum Studium autochthoner Stärkebildung sind. Sind die Blätter noch zweifellos völlig gesund, so ist in deren Stielen vielleicht noch Stärke enthalten; ist aus letzteren aber alles Amylum sicher verschwunden, so tragen die noch ganz frisch aussehenden Blätter vielleicht schon den Keim des Todes in sich.

Hierzu kommen noch weitere Bedenken. Sind nämlich die Blätter der im Halbdunkel gezogenen Pflanzen immerhin schön grün, so sind sie doch nicht so intensiv grün, wie die von Pflanzen, welche in vollem Tageslichte cultivirt wurden. Bei der gewiss sehr delicaten Frage über die kürzeste Frist, innerhalb welcher autochthone Stärke in nachweisbarer Menge gebildet werden kann, ist dies, sowie die Möglichkeit, dass die im Halbdunkel ergrünten Chlorophyllkörner erst im vollen Tageslichte die zur Kohlensäure-Zersetzung nothwendige Organisation erhalten, von vornherein nicht ganz unwesentlich.

Es ist aber gar nicht nothwendig, zu Versuchen über autochthone Stärkebildung ganze Pflanzen zu verwenden. Die Kohlensäurezerlegung erfolgt in den grünen Blättern unabhängig von der Function der übrigen Pflanzenorgane [1]. Es kann daher

---

[1] Nicht nur die Stärkebildung, auch die anderweitigen Lebensfunctionen grüner Blätter sind bis zu einer gewissen Grenze von Wurzel und Stengel unabhängig.

Die Blätter der im Halbdunkel gezogenen Keimpflanzen von *Phaseolus multiflorus* verlieren die Stärke, welche sie in ihren ersten Entwicklungsstadien enthielten, schon lange bevor dieselben ihr Flächenwachsthum vollendet haben. Das Wachsthum der bereits stärkefreien Blätter geschieht auf Kosten von organischen und unorganischen Stoffen, welche entweder in gelöstem Zustande in den Mesophyllzellen bereits enthalten waren, oder welche denselben aus dem Stengel nach Massgabe des Bedarfes erst zugeführt wurden. Ist letzteres auch a priori viel wahrscheinlicher, so ist es doch nichts weniger als gewiss. Durch die bekannte Thatsache, dass vom

bei irgend welchen Versuchen über autochthone Stärkebildung das fragliche Resultat nicht im mindesten alterirt werden, wenn man mit abgeschnittenen Blättern operirt, zumal wenn man bedenkt, dass die Versuchsdauer nur eine ganz kurze ist.

Stengel losgelöste Blätter vieler Pflanzen nicht sofort absterben, sondern unter geeigneten Verhältnissen sich individualisiren und bewurzeln können, schien mir die Methode an die Hand gegeben zu sein, durch Versuche zu entscheiden, ob das eine oder das andere der Fall sei. Ich verfuhr dabei so:

Durchschnittlich 4·5 Ctm. breite Blätter von beiläufig 14 Tage alten, im Halbdunkel gezogenen Pflanzen, deren zweite Internodien gegen 10 Ctm. lang waren, wurden unter Glasglocken theils in reiner, theils in Kohlensäure hältiger Luft auf flache Teller gelegt und entweder nur mit destillirtem Wasser feucht gehalten oder mit verschiedenen (kohlen-, schwefel-, phosphor- oder salpetersauren) Kalksalzen gespeist. Zu jedem Versuche wurden 24 Blätter verwendet.

Im Halbdunkel verloren die Blätter bald ihre Stärke vollständig und wuchsen nicht im mindesten. Bei den Versuchen in vollem zerstreutem Tageslichte aber ergaben sich folgende Resultate:

1. In kohlensäurefreier Luft und destillirtem Wasser erfolgte durchschnittlich eine Vergrösserung des Querdurchmessers um 0·5 Ctm. Nach 10 Tagen (am 8. Juli) fingen mehrere Blätter an zu vergilben. Die noch grünen 13 Blätter wurden dann in kohlensäurehältige Luft gebracht. Nach weiteren 14 Tagen (am 23. Juli) waren dieselben schön bewurzelt und hatten ihren Querdurchmesser um 0·8, während der ganzen Versuchszeit also um 1·3 Ctm. vergrössert. Am 14. August waren die Blätter nur mehr längs der Rippen grün, wurden aber nach geeigneter Vorbehandlung mit Jod grösstentheils schwarz gefärbt. Ganz analog war das Resultat jenes Versuches, bei welchem die Blätter auf kalkhaltiger Unterlage zuerst in kohlensäurefreier, dann in kohlensäurehältiger Luft dem vollen Tageslichte ausgesetzt waren.
2. In kohlensäurehältiger Luft und destillirtem Wasser betrug die Zunahme des Querdurchmessers der Blätter durchschnittlich 1·6 Ctm.; aus jedem Blatte hatten sich zahlreiche Wurzeln gebildet.
3. Die in kohlensäurehältiger Luft mit den genannten Kalksalzen gespeisten Blätter bildeten insgesammt zahlreiche, bis 24 Ctm. lange Wurzeln und vergrösserten ihren Querdurchmesser im Mittel um 1·8 Ctm. Die Wirkung der verschiedenen Kalksalze war nicht wesentlich verschieden. Nach sechswöchentlicher Versuchsdauer waren die Blätter grösstentheils vergilbt, gleichwohl aber auch in den chlorophyllfreien Theilen sehr stärkereich.

Aus diesen Versuchen scheint hervorzugehen, dass das Wachsthum, welches bei abgeschnittenen halbentwickelten Blättern von im Halbdunkel gezogenen Pflanzen erfolgt, wenn dieselben in kohlensäurefreier Luft

Stärkefreie Blätter von Keimpflanzen der Feuerbohne mit zweifellos ganz gesunden Chlorophyllkörnern kann man bekanntlich sowohl von Pflanzen, die im Halbdunkel, als solchen, welche in vollem Tageslichte gezogen wurden, sehr leicht haben. Aus Blättern der im schwachen Tageslichte gezogenen Pflanzen ist die Stärke nach noch kaum vollendetem Längenwachsthume der Stiele, also zu einer Zeit, wo der sogenannte Stärkering des ersten Internodiums mit Jod noch meist blau wird, schon völlig verschwunden, und die Blätter der im vollen Tageslichte gezogenen Pflanzen sind, wenn man diese bei einer Temperatur von circa 20° C. während zwei Tagen ins Dunkel bringt, mit Ausnahme der Spaltöffnungszellen sicher entstärkt.

Auch abgeschnittene Blätter verlieren im Dunkel oder Halbdunkel und in kohlensäurefreier Luft in vollem Tageslichte, offenbar in Folge der Athmung, ihre Stärke. Bei zahlreichen Versuchen konnte ich hinsichtlich der Schnelligkeit der Entstärkung

---

dem vollen Tageslichte ausgesetzt werden, sich auf Kosten der in den Mesophyllzellen noch enthaltenen Stärke vollziehe. Es geschieht dies jedoch nicht, wenigstens nicht ausschliesslich, denn:

1. abgeschnittene Blätter, welche während zwei Tagen im Dunkeln entstärkt wurden, vergrössern sich durchschnittlich kaum weniger als solche, welche gleich nach dem Abschneiden unter Glasglocken über Kalilauge ins volle Tageslicht gebracht wurden.
2. 24 stärkefreie Blätter von drei Wochen alten, im Halbdunkel gezogenen Pflanzen, deren grösster Querdurchmesser im Mittel 5·2 Ctm. betrug, vergrösserten diesen Durchmesser bei intensiver Beleuchtung in kohlensäurefreier Luft während sieben Tagen auf 5·6 Ctm.; dann fingen dieselben an zu vergilben.

Diese Thatsachen scheinen dafür zu sprechen, dass das Wachsthum der Blätter unter obigen Umständen durch Streckung der Zellwände ohne Einlagerung neuer Cellulosemoleküle erfolge, man müsste denn annehmen, dass gewisse im Protoplasma gelöste Baustoffe nur unter der Einwirkung intensiven Lichtes dazu verwendet werden können. Das Flächenwachsthum der mit Kohlensäure gespeisten und mit destillirtem Wasser befeuchteten Blätter war nicht viel geringer, als das jener Blätter, welche auf kalkhaltiger Unterlage dem vollen Tageslichte exponirt waren. Ein bedeutender Unterschied zeigte sich aber in der Reichlichkeit der Wurzelbildung. Es ergibt sich hieraus, dass die Primordialblätter der Feuerbohnen, im Gegensatze zu deren Samen, relativ reicher sind an organischen als an anorganischen Nährstoffen. (Vide Boehm, über den vegetabilischen Nährwerth der Kalksalze. Sitzb. d. k. Akad. der Wissensch. in Wien, 71. Bd., 1875.)

zwischen abgeschnittenen und mit unversehrten Pflanzen in Verbindung gebliebenen Blättern keinen Unterschied finden, obwohl in letzterem Falle sicher ein Theil der Stärke in den Stengel wandert. Gegen die allfällige Annahme, dass aus abgeschnittenen Blättern Stärke in Form von Zucker durch die Blattstiele in das Wasser, worin letztere eintauchen, austrete, spricht der Umstand, dass Blätter und Blattstücke auf feuchtem Papier unter Glasglocken eben so schnell ihre Stärke verlieren.

Werden stärkehaltige Blätter im Dunkel oder Halbdunkel mit einem Theile ihrer Lamina unter Wasser getaucht, so wird auch dieser entstärkt. Dasselbe geschieht bei Blättern und Blattstücken, welche in offenen weiten Gefässen ganz unter Wasser gebracht werden, falls sie nicht überreich an Stärke waren, bei gewöhnlicher Temperatur innerhalb zwei Tagen. Werden die Blätter jedoch in kleine mit Wasser gefüllte Gefässe eingeschlossen, so sterben sie, ohne ihre Stärke zu verlieren, ebenso, wie in ausgekochtem und mit Quecksilber abgesperrtem Wasser, oder in sauerstofffreien indifferenten Gasen.

Bei der Bildung autochthoner Stärke durch assimilationsfähige Blätter kommen vor Allem zwei Factoren in Betracht: das zu verwendende Rohmaterial (Kohlensäure und Wasser), und die zur Zerlegung nothwendige Kraft (Licht und Wärme). Bei der vorliegenden Arbeit wurde auf das Wärmeoptimum für die Kohlensäure-Zerlegungsfähigkeit meiner Versuchspflanze keine Rücksicht genommen. Die Versuche wurden alle bei einer Temperatur gemacht, bei welcher der gedachte Process zweifellos vor sich geht.

Für das Lichtminimum, welches zur Zerlegung der Kohlensäure nothwendig ist, haben wir kein anderes Mass, als den Eintritt des Processes selbst. Bringt man ein grünes Blatt mit einer Phosphorkugel in reines, mit Quecksilber abgesperrtes Wasserstoffgas, so erfolgt in der Nähe eines Fensters alsbald Rauchbildung, während dies einige Schritte davon entfernt, bei gleichzeitiger Volumvergrösserung in Folge von Kohlensäureentbindung, nicht der Fall ist. Unser Auge hat für diese Differenz der Lichtintensität kein sicheres Unterscheidungsvermögen.

Die Energie des Processes der Kohlensäurezerlegung schwankt bekanntlich mit dem Grade der Lichtstärke, und es ist

kaum zweifelhaft, dass innerhalb gewisser Grenzen die Zerlegung der Kohlensäure durch ein bestimmtes assimilationsfähiges Organ mit der dieselbe bedingenden Lichtintensität in einem gewissen Verhältnisse parallel läuft. Ob mit zunehmender Lichtstärke (aber bei günstiger Temperatur) dem in Rede stehenden Processe endlich eine Grenze gesetzt würde, müssen wir dahin gestellt sein lassen. In directem Sonnenlichte, unserer intensivsten Lichtquelle, erfolgt der Process bekanntlich viel lebhafter als in vollem zerstreuten Tageslichte. Das Erblassen gewisser grüner Organe im Sonnenlichte hat, wo wir die Erscheinung genauer kennen, mit der Kohlensäurezersetzung, direct wenigstens, nichts zu schaffen, sondern ist durch die von mir (bei den Crassulaceen) entdeckte Lageveränderung der Chlorophyllkörner bedingt. Die Ursache des langsamen und unvollständigen Ergrünens der Blätter von Keimpflanzen der Feuerbohne etc. in directem Sonnenlichte ist, wofür auch die verkrüppelte Form solcher Blätter spricht, meines Erachtens durch Störung anderer Processe in den lebenden Zellen bedingt. Das Erblassen von grünen lebenden Blättern und die Entfärbung von todten Chlorophyll unter Sauerstoffaufnahme im Sonnenlichte sind, obwohl äusserlich analog, in ihrem Wesen wahrscheinlich noch differentere Erscheinungen als die Kohlensäure-Ausscheidung eines lebenden und eines sich zersetzenden Organismus. Dass aber durch Licht von einer gewissen übergrossen Intensität lebendes Chlorophyll primär getödtet und dann zerstört würde, wäre wohl eine nach dem heutigen Stande der Wissenschaft zulässige Hypothese, für die aber bisher auch nicht die Spur eines Beweises beigebracht werden kann. — Bei der Beantwortung von Fragen über physiologische Lichtwirkung ist es ein wesentliches Erforderniss, dass die Lichtstärke während der ganzen Versuchsdauer eine wenigstens annähernd constante und vergleichbare Grösse sei. Dies ist nur bei dem directen Sonnenlichte, welches unter einem bestimmten Winkel einfällt, der Fall.

Dem Gesagten zufolge ist es klar, dass Versuche zur Entscheidung der Frage, innerhalb welches kürzesten Zeitraumes die Bildung autochthoner Stärke möglich ist, gleich denen über den Transport von Stärke aus dem Stamme in die Chlorophyllkörner, nur im directen Sonnenlichte gemacht werden können.

Die Muttersubstanz, aus welcher theilweise alle organischen Körper in der Natur durch Vermittlung von grünen Pflanzen gebildet werden, ist bekanntlich die Kohlensäure, deren Quantität in der atmosphärischen Luft eine relativ geringe ist.

Um die Vegetationserscheinungen in der freien Natur zu verstehen, müssen wir selbstverständlich die Schnelligkeit der Kohlensäure-Assimilation durch grüne Pflanzen studiren, welche in natürlichen Verhältnissen leben. Obwohl wir nun wissen, dass gerade die Menge von Kohlensäure, welche in der atmosphärischen Luft vorhanden ist, für den dauernden Bestand unserer Vegetation die zuträglichste ist, so folgt daraus doch gar nicht, dass bei Gegenwart einer grösseren Menge dieses Gases die Bildung organischer Substanz und speciell der Stärke durch Vermittlung des Chlorophylls nicht schneller erfolgen würde. Erst wenn wir den Verlauf eines organischen Processes unter den günstigsten, wenn auch künstlich hergestellten Bedingungen kennen, können wir die Vorgänge in der freien Natur mit Umsicht und Verständniss beurtheilen; wir dürfen dabei nur nicht ausser Acht lassen, dass sich im complicirten Zellenleben sehr mannigfache Processe abspielen und dass Bedingungen, welche eine, wenn auch noch so wichtige Function fördern, unter Umständen die Existenz des Organismus gefährden können. Das Gesagte gilt insbesonders bezüglich der in einer bestimmten (künstlich hergestellten) Atmosphäre enthaltenen Quantität jenes Gases, aus welchem die grüne Vegetation die Hauptmasse ihres Leibes aufbaut.

Dass die Menge der Kohlensäure, welche einer im Freien wachsenden Pflanze geboten wird, nicht unter allen Verhältnissen die gleiche ist, sondern in hohem Grade von deren Standorte abhängt, dürfte wohl ohnehin kaum bezweifelt werden und ergibt sich auch aus Folgendem. Es wurden an einem völlig windstillen und fast wolkenfreien Tage (29. August 1874) durch zwei Röhren mit Barytwasser, von denen die eine in Mitte einer Hecke aus Ligustrum, die andere aber 20 Schritte davon entfernt auf freiem Felde aufgestellt war, von 10—2 Uhr je 20 Liter Luft gesogen. Während die Flüssigkeit in der ersten Röhre nur schwach getrübt war, hatte sich in der zweiten ein starker weisser Niederschlag gebildet. Es ist ferner bekannt, dass die Knollen-

bildung von Kartoffelpflanzen in einem vorzüglich geeigneten Boden und bei hinreichender Beleuchtung, aber sehr windstillen Lage, eine wenig reichliche ist. Der Grund hierfür ist leicht einzusehen. Anderseits ist es zweifellos, dass die Üppigkeit von Culturen in gedeckten Mistbeeten, theilweise wenigstens, durch den reichen Kohlensäuregehalt der Luft bedingt wird. Dass jedoch eine übergrosse Menge von Kohlensäure der Vegetation schädlich ist, hat schon Saussure gewusst. Bei meinen Versuchen [1] wurde das Ergrünen vergeilter junger Kresspflanzen schon durch wenige Kohlensäure-Procente in der betreffenden Atmosphäre sichtlich beeinträchtiget. Godlewski[2] hingegen hat nachgewiesen, dass die Sauerstoffausscheidung am ausgiebigsten erfolgt, wenn die Atmosphäre der Versuchspflanzen 5—10 Procent Kohlensäure enthält[3].

Da die grösste Menge der von den Pflanzen zersetzten Kohlensäure zur Bildung des festen Zellwandgerüstes verwendet wird, so muss der Kohlenstoff der zerlegten Kohlensäure bei jenen Pflanzen, deren grüne Organe, nach geeigneter Vorbehandlung, mit Jod violett werden (und diese bilden die grosse Überzahl), in den Chorophyllkörnern als Stärke erscheinen. Es wird demnach autochthone Stärkebildung schneller in einer Atmosphäre erfolgen, welcher eine gewisse Menge Kohlensäure beigemischt wurde, als in gewöhnlicher Luft.

Auf Grundlage aller dieser Erwägungen habe ich in den Sommermonaten der zwei letzten Jahre eine grosse Reihe von Versuchen über autochthone Stärkebildung, und zwar in der

---

[1] Boehm, über den Einfluss der Kohlensäure auf das Ergrünen und Wachsthum der Pflanzen. Sitzb. d. kais. Akad. d. Wissensch. in Wien. 68. Bd., pag. 171,

[2] Godlewski, Abhängigkeit der Sauerstoffausscheidung der Blätter von dem Kohlensäuregehalt der Luft. Arbeiten des bot. Institutes in Würzburg, pag. 343—371. 1872.

[3] Dass die derartigen Versuche von Godlewski (Flora 1873, pag. 378—384) mit Keimpflanzen von *Raphanus* zu keiner Schlussfolgerung über autochthone Stärkebildung berechtigen, da sich in den Cotylen des Rettigs auch im Dunkeln aus dem vorhandenen Öle Stärke bildet, habe ich in meiner Abhandlung: „Über Stärkebildung in den Keimblättern der Kresse etc." nachgewiesen.

Regel im directen Sonnenlichte gemacht. Ich bediente mich hierzu tubulirter, 30 Ctm. hoher und 20 Ctm. weiter Glascylinder, unter welchen die Versuchsobjecte auf 22 Ctm. weite und 2 Ctm. tiefe Tassen gestellt wurden. Die Tubuli der Glasglocken wurden mit durchbohrten Kautschukstöpseln, in deren Öffnungen ein kurzes Glasrohr steckte, verschlossen, die Apparate unter dem oben beschriebenen Segeltuchzelte der Reihe nach aufgestellt und die Tassen mit Wasser vollgefüllt. Dann wurde durch das Glasrohr im Stöpsel mittelst eines Kautschukschlauches in jede Glocke so viel Kohlensäure eingeleitet, bis das Wasser aus dem Glockenraume vollständig verdrängt war, und nach der Entfernung des Schlauches das Glasrohr mit einer Kautschukkappe verschlossen. Die Kohlensäure bereitete ich mir anfangs mittelst Salzsäure aus Marmor. Da es jedoch schwierig und umständlich ist, das so bereitete Gas von den letzten Spuren mitgerissener Dämpfe von Salzsäure zu befreien, so verwendete ich zur Darstellung desselben später Magnesit und mässig concentrirte Schwefelsäure. Zu diesem Zwecke wurden gegen 50 Ctm. lange und 3—4 Ctm. weite Glasröhren an einem Ende zugeschmolzen, mit wallnussgrossen Stücken von Magnesit gefüllt und dann das offene Ende in einen Tubulus ausgezogen. Das entbundene Gas wurde vermittelst einer Woulfen'schen Flasche in Wasser gewaschen und die Lebhaftigkeit der Entwicklung desselben durch Erwärmen der Röhre oder Einsenken derselben in kaltes Wasser regulirt.

Bei den ersten Versuchen (im Sommer 1874), welche ich mit beiläufig drei Wochen alten Keimpflanzen der Feuerbohne, die entweder im Halbdunkel, oder frei im vollen Tageslichte gezogen wurden, gemacht habe, konnte ich in den ursprünglich stärkefreien oder durch Lichtabschluss entstärkten Blättern schon bisweilen nach einer nur drei Minuten währenden Insolation zweifellose Spuren von Stärke nachweisen. Nach einer Versuchsdauer von 15 Minuten färbten sich die Blätter mit Jod in der Regel recht deutlich violett. Ich hielt diese Stärke für ein ursprüngliches Assimilationsproduct der Kohlensäure. Erst im Beginne des verflossenen Sommers wurde mir klar, dass dieselbe theilweise jedenfalls aus dem Stengel meiner Versuchspflanzen in die Chlorophyllkörner eingewandert sei. Während der Monate

Juli, August und September habe ich fast jeden Tag mit wolkenlosem Himmel benützt zu Versuchen mit abgeschnittenen stärkefreien Blättern, welche mit ihren Stielen in Wasser getaucht wurden. Da dieselben nach einer halbstündigen Insolation ausnahmslos Stärke enthielten, so beschränkte ich bei den weiteren Versuchsreihen die Insolationsdauer auf 5, 10, 15, 20, 25 und 30 Minuten.

Zur stricten Beantwortung unserer Frage wäre es vor Allem wichtig, im Besitze einer Methode zu sein, welche es ermöglichen würde, selbst die geringsten Spuren von Stärke nachzuweisen. Obwohl das von mir angegebene und von Sachs verbesserte Verfahren ein im Allgemeinen gewiss recht brauchbares ist, so wird es doch mittelst desselben in einzelnen Fällen ausserordentlich schwer, vorurtheilsfrei zu entscheiden, ob die Farbe eines unter dem Mikroskope betrachteten Blattstückchens durch die Gegenwart von Jodstärke mitbedingt sei oder nicht. Zweitägige Maceration der Blätter in ziemlich concentrirter Kalilauge ist, um alles Protoplasma zu zerstören, vor Allem unerlässlich. Zweckdienlich ist es auch, die Färbung eines zweifellos stärkefreien Blattes mit dem Versuchsobjecte zu vergleichen. — Die kürzeste Frist, innerhalb welcher ich die Bildung autochthoner Stärke in abgeschnittenen stärkefreien Blättern nachweisen konnte, betrug 10 Minuten. Nach einer viertelstündigen Insolation wurden manche Blätter mit Jod schon recht deutlich violett, während andere bei ganz gleicher Behandlung noch keine (mikroskopisch nachweisbare) Stärke gebildet hatten. Es macht sich also auch hier die Individualität der Versuchsobjecte in hohem Grade geltend.

Zwischen Blättern von Pflanzen, welche im Halbdunkel, und solchen, die im vollen Tageslichte gezogen und dann während zweier Tage im Halbdunkel entstärkt wurden, konnte ich bezüglich der Schnelligkeit autochthoner Stärkebildung keinen Unterschied nachweisen.

Um dem allfälligen Einwande zu begegnen, dass in stärkefreien Blättern, wie ich sie zu meinen Versuchen verwendete, irgend eine Substanz vorhanden sei, welche in vollem Tages- oder im Sonnenlichte als Stärke niedergeschlagen werde, wurden entsprechende Versuche auch in kohlensäurefreier Luft gemacht, aber, wie es vorauszusehen war, mit negativem Resultate.

Bei Versuchen mit abgeschnittenen Blättern im Freien hängt die Schnelligkeit der Stärkebildung in hohem Grade von der Luftbewegung ab. So enthielten Blätter, welche in einem offenen Glascylinder während acht Stunden insolirt wurden, noch keine Spur von Stärke, während andere, die gleichzeitig auf eine Gartenmauer gestellt worden waren, schon nach dreiviertelstündiger Insolation mit Jod schwach violett gefärbt wurden.

Die Thatsache, dass von und in den Chlorophyllkörnern der Feuerbohne häufig innerhalb eines Zeitraumes von nur 10 Minuten unter günstigen Bedingungen nachweisbare Mengen von Stärke gebildet werden können, ist gewiss eine recht interessante, darf uns aber, wie dies seinerzeit bereits von Kraus betont wurde, in Anbetracht der grossen Menge organischer Substanz, welche von manchen, gerade nicht überreich beblätterten Pflanzen während einer Vegetationsperiode gebildet wird, nicht besonders überraschen. Und wenn wir erwägen, dass die Anzahl der in den Chlorophyllkörnern gebildeten Stärkemoleküle eine sehr beträchtliche sein muss, ehe wir dieselben für unser Auge sichtbar machen können, und weiter bedenken, dass Blätter, welche mit Jod ganz dunkel violett gefärbt werden, bei einer Temperatur, die jener entspricht, bei welcher die Versuche in directem Sonnenlichte gemacht wurden, bei Lichtabschluss oder im Halbdunkel schon längstens innerhalb 24 Stunden völlig entstärkt sind, und dass die Versuchsobjecte stärkefreie, also sehr stärkebedürftige Blätter sind, von denen ein Theil, oder bei Beginn des Versuches vielleicht alle soeben gebildete Stärke wieder verbraucht wird, so müssen wir zur Überzeugung kommen, dass zur Bildung von Stärke aus Kohlensäure ein viel kürzerer Zeitraum als 10 Minuten erforderlich ist. Ich halte es für das Wahrscheinlichste, dass der Kohlenstoff der von chlorophyllhältigen Zellen zerlegten Kohlensäure sich mit Wasser unmittelbar zu Stärke verbindet, dass also aus je sechs Molekülen zersetzter Kohlensäure unter Addition von fünf Molekülen Wasser unmittelbar ein Molekül Stärke gebildet wird. Diese Hypothese erscheint den Meisten wohl gar zu einfach. Darauf aber möchte ich erwiedern, dass ihrer Annahme keine principiellen Bedenken entgegen stehen, und dass die uns so räthselhafte Assimilation der Kohlensäure durch Vermittlung des lebenden Chlorophylls

in Folge der Supposition complicirter Vorgänge nicht verständlicher wird. Und wenn es auch gelänge, in unseren Laboratorien aus Kohlensäure etc. Stärke zu erzeugen, so würde dasselbe sehr wahrscheinlich auf ganz anderen Wegen geschehen, als in der geheimnissvoll waltenden Zelle.

Die frühere Ansicht, dass auch grüne Pflanzen, ähnlich den Saprophyten, die kohlenstoffhältigen Bestandtheile ihres Leibes aus sogenannten Humussubstanzen aufbauen, erscheint bei einiger Überlegung nicht nur schon a priori völlig unzulässig, sondern ist durch zahlreiche Versuche so schlagend widerlegt, dass man fast Anstand nehmen muss, sei es auch nur nebenher, auf die Frage über die Aufnahme organischer Substanzen durch grüne, im Boden wurzelnde Gewächse überhaupt zurückzukommen. Und doch ist die Sache, wie ich glauben möchte, nicht ganz so einfach und klar. Die meisten oder doch viele chlorophyllfreie Pflanzen sind von den ihnen systematisch nahestehenden chlorophyllhältigen in ihrer Organisation nicht wesentlich verschieden, so dass man von vornherein absolut nicht begreifen kann, warum letztere, wenn sie sich auch aus anorganischen Stoffen aufbauen können, unter Umständen nicht auch mittelst der Wurzeln organische Verbindungen aus dem Boden aufnehmen sollten. In gewissem Sinne leben ja alle chlorophyllfreien Organe einer grünbeblätterten Pflanze parasitisch von den in den Chlorophyllkörnern assimilirten Stoffen; die Moosfrucht und viele Embryonen stehen mit der Bezugsquelle ihrer Nahrung nur in einem lockeren Verbande. Und doch ist es mir auf keine Weise gelungen, vergeilte Keimpflanzen der Bohne nach Entfernung der Cotylen und nach Aufbrauch der bereits in den Stengel übergeführten Reservestoffe durch Verabreichung von Zucker-, Stärkelösung etc. zu weiterem Wachsthume zu veranlassen[1]. Keimpflanzen der Bohne

[1] Van Tieghem will gefunden haben, dass bei sich entwickelnden Embryonen von *Mirabilis Jalappa* das Sameneiweis „durch einen Brei ersetzt werden kann, welcher von seiner eigenen Substanz gebildet ist, oder durch eine Paste eines fremden Eiweisskörpers von analoger chemischer Beschaffenheit, oder auch, wenn schon in geringerem Grade, durch einen

können ihren Kohlenstoffbedarf nur durch Zerlegung von Kohlensäure decken. Diese Kohlensäure wird bei allen Landpflanzen sicher zum grössten Theile und bei Wasserculturen wohl ausschliesslich durch die Blätter aus der athmosphärischen Luft aufgenommen. Es ist aber kaum zu bezweifeln und wird auch allgemein angenommen, dass eine gewisse Menge des genannten Gases mit der Bodenflüssigkeit auch durch die Wurzeln den assimilirenden Organen zugeführt wird. Das Interesse des Physiologen und des Landwirthes gipfelt jedoch in der experimentellen Lösung der Frage: Ob die Menge der von den Wurzeln aufgenommenen Kohlensäure auch eine irgendwie ausgiebige oder doch wenigstens nachweisbare Kohlenstoffquelle für grüne Pflanzen werden kann. Beweiskräftige directe Versuche hierüber sind meines Wissens bisher nicht gemacht worden[1]. Solche Versuche müssen meines Erachtens dahin gerichtet sein, bei Ausschluss

---

Brei, der nur den vorherrschenden wesentlichen Bestandtheil allein enthält, das heisst durch einen Stärkebrei, dessen Wirkung man verbessert, wenn man ihm salpetersaure oder phosphorsaure Mineralsubstanzen zusetzt." (Ann. des Scienc. nat. Botanique. Ser. V, t. 27. pag. 205. Naturforscher 1873, pag. 365.) Bei Wiederholung der Versuche unter Berücksichtigung aller Umstände dürfte sich van Tieghem wohl überzeugen, dass er sich geirrt hat.

[1] In seiner Anatomie und Physiologie der Pflanzen schreibt Unger pag. 337: „die Frage kann nur die sein, ob jene Assimilation sich ausschliesslich auf die durch die Blätter aufgenommene Kohlensäure beschränkt, oder ob sich hieran auch die mittelst der Wurzeln den Blättern zugeführte Kohlensäure betheiligte. Da die Menge der in der Luft vorhandenen Kohlensäure so ausserordentlich klein ist, dass die in kurzer Zeit oft sehr zunehmende Pflanzensubstanz unmöglich von dieser kleinen Quantität abgeleitet werden kann, so steht zu vermuthen, dass der Kohlenstoff ebenso durch die Wurzeln als durch die Blätter in die Pflanze gelange." Nach Unger's Berechnung hätte bei dem bekannten Versuche Boussingault's ein 20-blättriger Zweig der Weinrebe während sechs Monaten nur 3.3838 Gramm Kohlenstoff assimilirt. „Es geht daraus hervor, dass noch eine andere Quelle von Kohlenstoff existiren müsse, welche der Pflanze den während ihrer Vegetation nöthigen Kohlenstoff darzureichen im Stande ist." l. c. pg. 338. Aus der Gewichtszunahme, welche fünf junge Bäume während eines vollen Jahres in guter Ackererde erfahren hatten, ergab sich nach Unger: „dass im günstigsten Falle der durch die Blätter erlangte Kohlenstoff den vierten, in den übrigen Fällen den zwölften, fünfzehnten, ja sogar nur den achtzehnten Theil des gesammten Kohlenstoffgewinnes betrug".

der Kohlensäurezufuhr durch die Blätter, in den Chlorophyllkörnern völlig stärkefreier Pflanzen entweder die durch die Wurzeln aufgenommene Kohlensäure als Stärke nachzuweisen, oder vergleichend festzustellen, ob Pflanzen, welche in einem kohlensäurehältigen Boden gezogen wurden, besser gedeihen, das heisst ein grösseres Trockengewicht erreichen, als solche, welche dieses Gas auf dem genannten Wege nicht beziehen können.

Von dieser Ansicht geleitet zog ich in den Sommermonaten 1874 und 1875 zu wiederholten Malen aus gleichschweren Samen der Feuerbohne Keimpflanzen theils in mit Nährstofflösung feucht gehaltenem Guarzsande, theils in humusreicher Gartenerde, und zwar:

1. Im Halbdunkel bis zur völligen Verschrumpfung der Cotylen. Die 20—24 Tage alten Pflanzen kamen entweder unversehrt oder nach Entfernung des Stengels von der Basis des zweiten Internodiums an im vollen zerstreuten Tageslichte unter Glasglocken über Kalilauge. In den Primordialblättern trat in keinem Falle und zu keiner Zeit Stärke auf, und die im Sande gezogenen Pflanzen starben nicht früher, als die in Humus cultivirten.
2. Im vollen Tageslichte unter mit Kalilauge abgesperrten Glasglocken. Auch hier war in der Entwicklung und Lebensdauer zwischen den in Nährstofflösung und in Humus gezogenen Pflanzen nicht der geringste Unterschied wahrnehmbar.

Diese Versuchsresultate nöthigen zur Annahme, dass durch die Wurzeln der Feuerbohne nicht nur nichts von organischen Kohlenstoffverbindungen, sondern auch keine Kohlensäure aufgenommen wird. Die Kohlensäure der Luft reicht völlig aus, um auch die unter gewöhnlichen Verhältnissen sehr raschwüchsigen Pflanzen durch Vermittlung der Blätter mit dem zu ihrem Aufbaue nöthigen Kohlenstoffe zu versehen.

Die Resultate der vorstehenden Abhandlung möchte ich in folgenden Sätzen zusammenfassen:

1. Die bisherige Ansicht, dass alle Stärke, welche in entstärkten Chlorophyllkörnern von Pflanzen auftritt, wenn

diese dem vollen Tageslichte ausgesetzt wurden, ein unmittelbares Assimilations - Product der Kohlensäure sei, ist unrichtig.

2. Jene Lichtintensität, welche hinreicht, um grüne Pflanzen zur Zerlegung der Kohlensäure zu befähigen, bewirkt auch eine Wanderung der Stärke aus dem Stengel in die Chlorophyllkörner.
3. Im directen Sonnenlichte erfolgt bei *Phaseolus multiflorus* der Transport einer nachweisbaren Stärkemenge aus dem Stengel in die Chlorophyllkörner-Blätter schon innerhalb 10—15 Minuten.
4. Versuche über autochthone Stärkebildung (in Folge unmittelbarer Assimilation von Kohlensäure) in den Chlorophyllkörnern können nur mit völlig stärkefreien Pflanzen oder mit entstärkten abgeschnittenen Blättern gemacht werden.
5. Die Entstärkung abgeschnittener Blätter (oder Blattstücke) der Feuerbohne erfolgt in schwachem diffusen Tageslichte oder im Dunkel eben so schnell, wie jener, welche mit der unversehrten Pflanze in Verbindung blieben. Nicht sehr amylumreiche Blätter werden auch entstärkt, wenn sie in grösseren offenen Gefässen ganz oder theilweise unter Wasser getaucht werden, nicht aber in sauerstofffreiem Wasser oder in reinem Stickstoff oder Wasserstoffgas.
6. Noch im Wachsthum begriffene, abgeschnittene und entstärkte Blätter von bei schwacher Beleuchtung gezogenen Feuerbohnen bilden in vollem Tageslichte in kohlensäurehältiger Atmosphäre nicht nur Wurzeln aus den Blattstielen, sondern vergrössern auch ihren Querdurchmesser, selbst wenn sie bloss mit destillirtem Wasser befeuchtet werden, beiläufig um ein Drittel.
7. Ganz junge Primordialblätter der Keimpflanzen von Feuerbohnen, welche im Dunkeln oder in schwachem zerstreuten Tageslichte gezogen wurden, sind nicht stärkefrei, sondern enthalten in den Rippen und unteren Mesophyllzellen sehr viel, in dem Palissadengewebe hie und da etwas Stärke.

8. In destillirtem Wasser und unter Einfluss des vollen Tageslichtes unter Glasglocken über Kalilauge gezogene Keimpflanzen der Feuerbohne erreichen kaum eine Länge von 10 Ctm.; es verschrumpfen dann die Stengel unterhalb der Primordialblätter. Diese sind in der Regel ganz stärkefrei.
9. Von abgeschnittenen stärkefreien Primordialblättern der Feuerbohne wird in directem Sonnenlichte in einer beiläufig 8 Procent Kohlensäure enthaltenden Atmosphäre schon innerhalb 10—15 Minuten eine nachweisbare Menge von Stärke gebildet. Bei Blättern, die in bewegter freier Luft besonnt wurden, geschah dies erst nach beiläufig dreiviertel Stunden. Es ist nicht unwahrscheinlich, dass sich der Kohlenstoff der zerlegten Kohlensäure mit Wasser unmittelbar zu Stärke verbindet.
10. Keimpflanzen der Feuerbohne, welche in mit Nährstofflösung befeuchtetem Quarzsande und solche, die in humusreicher Gartenerde bei schwacher Beleuchtung, oder im vollen Tageslichte unter Glasglocken über Kalilauge aus gleichschweren Samen gezogen wurden, gehen gleichzeitig zu Grunde. Keimpflanzen, welche man in humusreichem Boden so lange in schwachem Tageslichte cultivirt, bis aus denselben (mit Ausnahme der Blattkissen und Spaltöffnungszellen) alle Stärke verschwunden ist, bilden dann bei intensiver Beleuchtung in kohlensäurefreier Luft keine Stärke und sterben nicht später als gleichzeitig und in gleicher Weise behandelte, aber in Sand gezogene Pflanzen. Es nehmen die Keimpflanzen der Feuerbohne aus dem Boden demnach weder organische Kohlenstoffverbindungen noch Kohlensäure (in nachweisbarer Menge) auf.
